Vestnik zoologii, **46**(3): 229–238, 2012

УДК 595.798:591.563(477.75)

ГНЕЗДОВАНИЕ ОСЫ *GYMNOMERUS LAEVIPES* (HYMENOPTERA, VESPIDAE) В КРЫМУ

А. В. Фатерыга

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского
пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 95007, АР Крым, Украина
E-mail: fater_84@list.ru

Получено 21 февраля 2011
Принято 28 марта 2012

Гнездование осы *Gymnomerus laevipes* (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму. Фатерыга А. В. — Изучены гнёзда *Gymnomerus laevipes* (Shuckard, 1837) в полостях стеблей тростника и ежевики. Гнёзда содержат от 2 до 14 ячеек (в среднем — 7), соотношение полов сдвинуто в сторону самок (1,9 ♀ на 1 ♂). Приведены данные по размерным параметрам заселенных полостей, размерам ячеек, массе ячеек и предкуколок, построена статистическая модель гнезда. Ячейки гнёзд *G. laevipes* отнесены к типу полнокомпонентных гетероморфных ячеек, их длина обратно пропорционально связана с диаметром гнездового канала. Самка *G. laevipes* подвешивает яйцо на боковую стенку ячейки возле её дна. В качестве провизии осы заготавливают личинок жуков-долгоносиков *Phytonomus variabilis*. *G. laevipes* — моновольтинный вид, зимует предкуколка в плотном однослойном коконе. Имаго выходят из ячеек гнёзд в последовательности, обратной их закладке. Гнёзда поражают: паразитоид *Hoplocryptus melanocephalus* (Hymenoptera, Ichneumonidae), хищник *Trichodes apiarius* (Coleoptera, Cleridae) и инквилины *Chrysis rutilans* (Hymenoptera, Chrysididae) и *Amobia signata* (Diptera, Sarcophagidae).

Ключевые слова: *Gymnomerus laevipes*, Крым, строение гнезда, паразиты.

Nesting of the Wasp *Gymnomerus laevipes* (Hymenoptera, Vespidae) in the Crimea. Fateryga A. V. — The nests of *Gymnomerus laevipes* (Shuckard, 1837) disposed in the hollow stems of reed and bramble were studied. The nests contain from 2 to 14 cells (7 in average), sex ratio is female-biased (1.9 ♀ to 1 ♂). The data on dimensional parameters of nest cavities, measurements of cells, mass of cells and prepupae were given; nest statistical model was constructed. The cells of *G. laevipes* nests a considered to belong to the type of full-component heteromorphic cells; their lengths are found to be inversely proportional to the diameter of the nest hollow. Female of *G. laevipes* attach its egg on the lateral wall of the cell near its bottom. Alfalfa weevil (*Phytonomus variabilis*) larvae were collected by females as the victuals. *G. laevipes* is monovoltine species; prepupae hibernate in dense one-layer cocoon. Adults leave the nest cells in sequence, reverse to sequence of cells laying. Nests were damaged by a parasitoid *Hoplocryptus melanocephalus* (Hymenoptera, Ichneumonidae), predator *Trichodes apiarius* (Coleoptera, Cleridae) and inquilines *Chrysis rutilans* (Hymenoptera, Chrysididae) and *Amobia signata* (Diptera, Sarcophagidae).

Key words: *Gymnomerus laevipes*, the Crimea, nest construction, parasites.

Введение

Gymnomerus laevipes (Shuckard, 1837) — представитель монотипического рода *Gymnomerus* Blüthgen, 1938, широко распространенного в Палеарктической области (Курзенко, 1977; Gusenleitner, 1998). В Украине обитает номинативный подвид, отмеченный в Крыму, Донецкой, Харьковской, Сумской, Николаевской, Луганской и Днепропетровской областях (Амолин, 2009).

G. laevipes относится к относительно хорошо изученным видам ос. Сведения о его биологии приводятся в работах большого числа исследователей, начиная с Леона Дюфура, впервые описавшего гнёзда этого вида в 1839 г. (см. Гутбир, 1916). Гнёзда *G. laevipes*, главным образом подвида *Gymnomerus laevipes scandinavus* (de Saussure, 1856), находили в самостоятельно изготовленных осой полостях в стеблях растений с мягкой сердцевиной (*Rubus*, *Sambucus* и других), в полых стеблях тростника (*Phragmites*), а также в трухлявых пнях и в старых гнёздах других перепончатокрылых (Höppner, 1902; Гутбир, 1916;

Bischoff, 1927; Bristowe, 1948; Blüthgen, 1961; Danks, 1971; Yildirim, 2003). Гнёзда *G. laevipes* состоят из последовательного ряда цилиндрических ячеек, изготовленных из пластичного минерального материала (земляная замазка). Каждая ячейка имеет дно и боковые стенки, но не имеет лепной пробки — её заменяет комок уплотненных растительных волокон, которые оса соскребает со стенок гнездового канала. В качестве провизии самки *G. laevipes* запасают в ячейках гнёзд преимущественно личинок жуков-долгоносиков рода *Phytonomus* (Coleoptera, Curculionidae) (Bristowe, 1948; Blüthgen, 1961). Хорошо изучен также состав гнездовых паразитов *G. laevipes*, среди которых обнаружены хальцидоидные наездники *Melittobia acasta* (Walker, 1839) (Hymenoptera, Eulophidae) (Giraud, 1869), многочисленные виды (около 15) ихневмоноидных наездников из подсемейств Cryptinae и Pimplinae (Danks, 1971; Йонайтис, 1981; Каспарян, 1981; также см. обзор Spradbery, 1973), различные виды ос-блестянок (Hymenoptera, Chrysididae) (Никольская, 1978; Yildirim, 2003), муха *Anthrax binotata* Wiedemann *in* Meigen, 1820 (Diptera, Bombyliidae) (Blüthgen, 1961) и оса-сапига *Sapygina decemguttata* Jurine, 1807 (см. Gusenleitner, Gusenleitner, 1994).

Биология гнездования *G. laevipes* особо интересна тем, что гнёзда данного вида, по сути, уникальны. Все представители филогенетически близких к *Gymnomerus* родов — *Odynerus* Latreille, 1802, *Paragymnomerus* Blüthgen, 1938, *Tropidodynerus* Blüthgen, 1939 (Vernier, 1997), а также *Paravespa* Radoszkowski, 1886, которых можно объединить в естественную группу родов *Odynerus* s. l. (Курзенко, 1980), гнездятся в земле, выгрызая гнездовые ходы и ячейки, как правило, в довольно плотном субстрате. С другой стороны, большинство видов ос-эвменин, гнездящихся надземно, во-первых, используют готовые полости и, во-вторых, строят ячейки, в которых не изготавливаются боковые стенки, а если таковые имеются, то ячейки всегда запечатываются лепной пробкой (см. обзоры: Iwata, 1976; Cowan, 1991).

Кроме того, учитывая широкое распространение *G. laevipes*, интерес представляет выявление особенностей биологии гнездования данного вида в различных частях его ареала.

Цель настоящей работы — изучить биологию гнездования *G. laevipes* в Крыму, в частности выявить особенности биотопической приуроченности и фенологии вида, параметры гнездовых полостей, строение и размерные показатели ячеек гнёзд, особенности развития потомства, видовой состав гнездовых паразитов и степень поражения гнёзд.

Материал и методы

Исследования проводили в 2002—2009 гг. в двух пунктах предгорного Крыма. В 2002 г. гнездо *G. laevipes* обнаружено в сухом стебле кустарника ежевики крымской (*Rubus taurica*) на искусственно облесенном склоне куэсты, входящем в черту г. Симферополь. В 2003—2004 и в 2008 гг. к вертикальным и наклонным ветвям кустарника, на котором найдено гнездо, привязывали искусственные гнездовые конструкции в виде пучков полых стеблей тростника (*Phragmites australis*), диаметром 4—10 мм и различной длины (3 пучка по 25—30 стеблей в каждом), а также отдельные такие стебли (по 7—10 шт.). И пучки стеблей тростника, и отдельные стебли закрепляли на ветвях кустарника в вертикальном положении, входными отверстиями каналов вверх. Учитывая, что *G. laevipes* в естественных условиях гнездится в плотных стеблях ежевики, тростинки подбирались с толстыми стенками, не пропускающими свет, а те, которые не удовлетворяли данному условию, обворачивали чёрной бумагой. В 2007—2009 гг. отдельные тростинки (по 15—20 шт.) устанавливали подобным образом в зарослях терна (*Prunus stepposa*) по берегам Аянского водохранилища (окр. с. Перевальное Симферопольского р-на). Всего обнаружено и исследовано 24 гнезда, 5 из которых находились в стеблях ежевики, а остальные — в стеблях тростника.

Гнёзда вскрывали и разбирали на отдельные ячейки в лабораторных условиях, как правило, в зимний период. Измеряли длину и диаметр гнездовых полостей, длину ячеек, массу ячеек и предкуколок. Измерения проводили с помощью линейки, взвешивания — с помощью торсионных весов. Затем предкуколок помещали в отдельные стеклянные трубки, закрытые с обеих сторон плотными ватными тампонами, и снабжали этикетками. Аналогично поступали с преимагинальными стадиями паразитов, обнаруженных в ячейках. После отрождения имаго записывали пол особей и дату начала попыток их выхода из пробирок. С целью выявления расположения жертв и яйца в ячейке два гнезда были вскрыты летом в период провиантирования. Для определения систематической принадлежности жертв проводили кошение энтомологическим сачком в местах охоты самок ос. Полученные таким способом личинки жуков сравнивали под бинокуляром с личинками, извлеченными в тот же день из ячеек гнезд *G. laevipes*, и в случае соответствия из них выводили имаго. Биотопическую приуроченность и фенологию вида в Крыму оценивали по материалам коллекционных сборов объемом 75 экз. (61 ♀, 14 ♂).

Результаты

Биотопическая приуроченность и фенология

G. laevipes распространен в Крыму в пределах предгорной лесостепи, горных лесов и редколесий южного берега (рис. 1). Одна находка, сделанная в зоне степей (окр. пгт Гвардейское), относится к парковому ландшафту. Среднечисленный

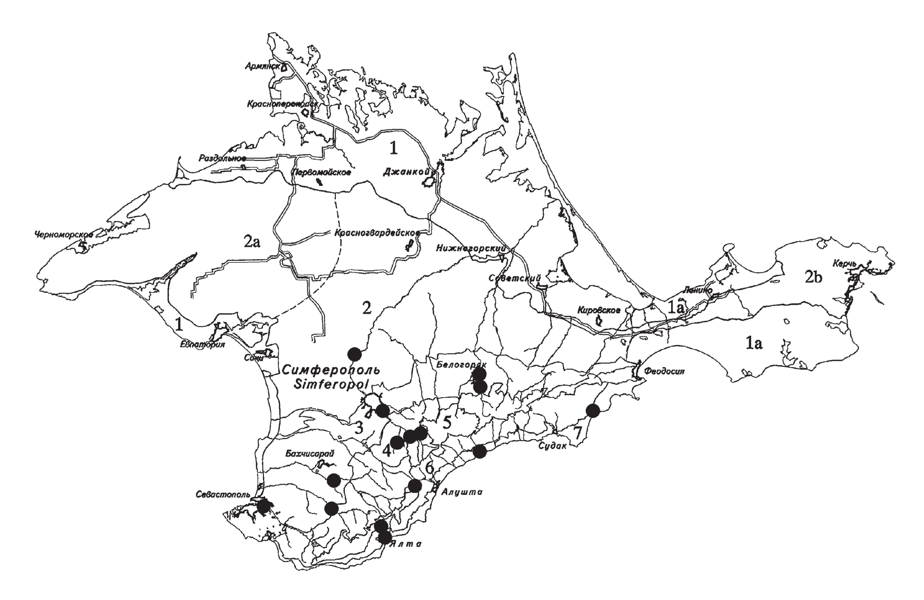


Рис. 1. Пункты сборов *Gymnomerus laevipes* в Крыму.

Fig. 1. Points where *Gymnomerus laevipes* was collected in the Crimea.

мезофильный вид, тамнохортобионт, приурочен к лугово-кустарниковым сообществам и лесным полянам. Относится к моновольтинным весенне-летним видам. Лёт самок наблюдается со II декады мая по I декаду августа, самцов — со II декады мая по II декаду июня. Растянутость периода лёта самок, возможно, связана с низкими темпами их гнездостроительной деятельности. Также следует отметить, что в горных лесах осы начинают лёт на 1–2 недели позже, чем в предгорьях и на южном берегу, а заканчивают на 2–3 недели позже.

Выбор гнездовых полостей

Как уже было сказано выше, гнёзда *G. laevipes* обнаружены в стеблях ежевики и в полостях стеблей тростника. В обоих видах субстрата самки ос заселяли каналы в сравнительно узком диапазоне диаметров (табл. 1), с отклонением от среднего значения на 1–2 мм. При этом в гнездах, построенных в стеблях ежевики, на дне гнездового канала перед последовательным рядом ячеек обнаружены мертвые самки пчел *Ceratina chalybea* Chevrier, 1872 (Hymenoptera, Apidae, Xylocopinae). То есть самки ос выбрали для устройства своих гнёзд стебли со старыми гнёздами пчёл. Однако пчёлы *C. chalybea* выгрызают гнездовые каналы гораздо меньшего диаметра, чем каналы, подходящие для устройства гнезд *G. laevipes*.

Таблица 1. Параметры строения и состава гнезд *Gymnomerus laevipes*

Table 1. Parameters of *Gymnomerus laevipes* nest structure and composition

Параметр	*n*	min	max	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$, $p = 0{,}05$	σ	*C*, %
Диаметр гнездовой полости, мм	22	5,0	8,1	6,2 ± 0,3	0,7	11,3
Длина гнездовой полости, см	22	14,5	28,0	21,0 ± 1,8	4,3	20,5
Масса ячеек без содержимого, мг	104	215	599	400,9 ± 18,8	97,8	24,4
Длина ячеек самок, мм	81	11	22	16,7 ± 0,5	2,3	13,8
Длина ячеек самцов, мм	44	8	20	14,0 ± 0,8	2,7	19,3
Объем ячеек самок, мм^3	81	140	537	301,5 ± 19,4	89,3	29,6
Объем ячеек самцов, мм^3	44	140	565	249,4 ± 22,4	75,8	30,4
Количество ячеек в гнезде	19	2	14	7,2 ± 1,8	3,9	54,2
Масса предкуколок самок, мг	55	28	72	56,0 ± 2,8	10,6	18,9
Масса предкуколок самцов, мг	17	28	56	44,6 ± 3,7	7,8	17,5

Следовательно осы, заселяя старые гнёзда пчёл, прежде всего расширяют их гнездовые каналы до необходимой ширины. Длина полостей, выбранных самками *G. laevipes* для заселения, варьирует сильнее их диаметра (табл. 1). Исходя из этого, можно заключить, что длина полости гнездового канала имеет меньшее значение для ос, чем его ширина.

Из 19 гнёзд *G. laevipes* в стеблях тростника, только одно располагалось в стебле, находящемся в пучке, остальные 18 гнёзд построены в одиночных стеблях, привязанных к ветвям кустарников. Поскольку количество стеблей в пучках превышало количество отдельных стеблей на порядок, можно сделать вывод о безусловном предпочтении осами данного вида именно отдельно расположенных стеблей растений.

Строительный материал и строение ячеек

Гнёзда *G. laevipes* состоят из последовательного ряда ячеек, вылепленных из земляной замазки, которую самка осы изготавливает из сухой земли, смешиваемой с водой. Стенки ячеек довольно хрупкие и разрушаются под действием дождевой влаги (рис. 2, *1* вверху), а также полностью повторяют форму гнездового канала (рис. 2, *1* внизу), но несмотря на это легко отделяются от него при вскрытии полости. Толщина стенок ячеек при любом диаметре полости сохраняется в пределах 0,6—0,8 мм. Ряд ячеек с потомством оканчивается ячейкой, заполненной различным растительным материалом (кусочки стеблей, листьев, коры), а также фрагментами тел мёртвых насекомых (уховёрток, муравьёв и других). Как правило, этот «завал» продолжается и за пределами последней ячейки, образуя своеобразную пробку гнезда (рис. 2, *1* внизу). В двух гнёздах (из 19 полностью отстроенных гнёзд) таким материалом были заполнены две последние ячейки.

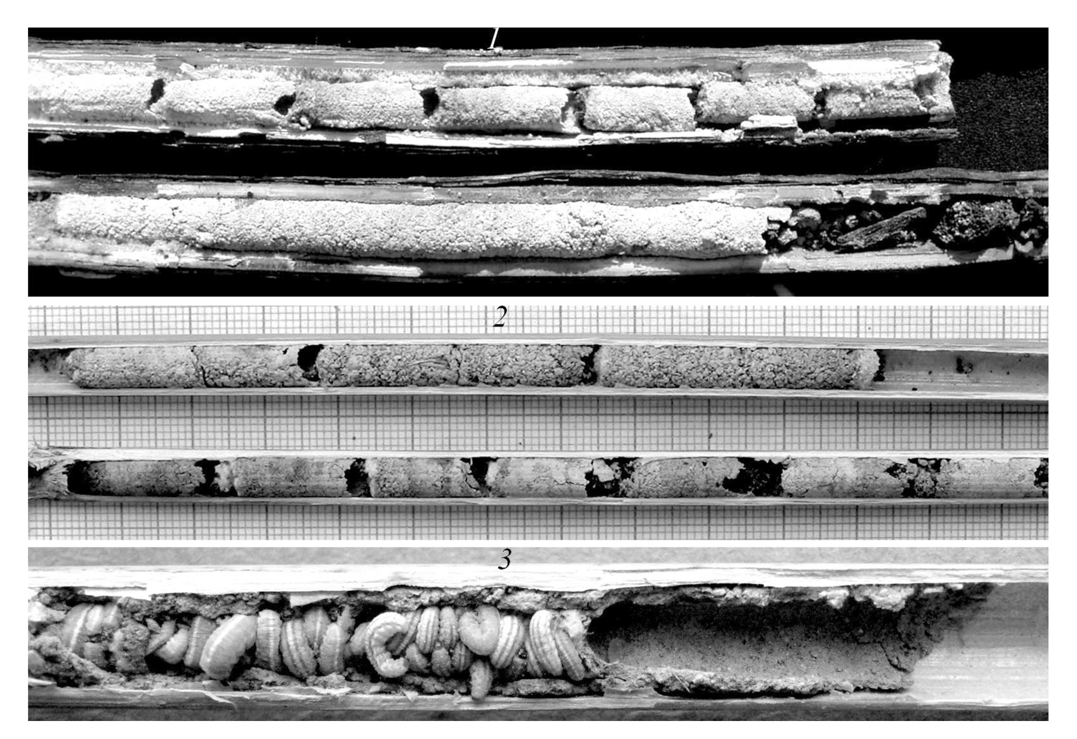


Рис. 2. Гнёзда *Gymnomerus laevipes*: *1* — гнёзда в стеблях ежевики; *2* — гнёзда в стеблях тростника; *3* — вскрытое гнездо с провизией.

Fig. 2. Nests of *Gymnomerus laevipes*: *1* — nests in the bramble stems; *2* — nests in the reed stems; *3* — dissected nest with the victuals.

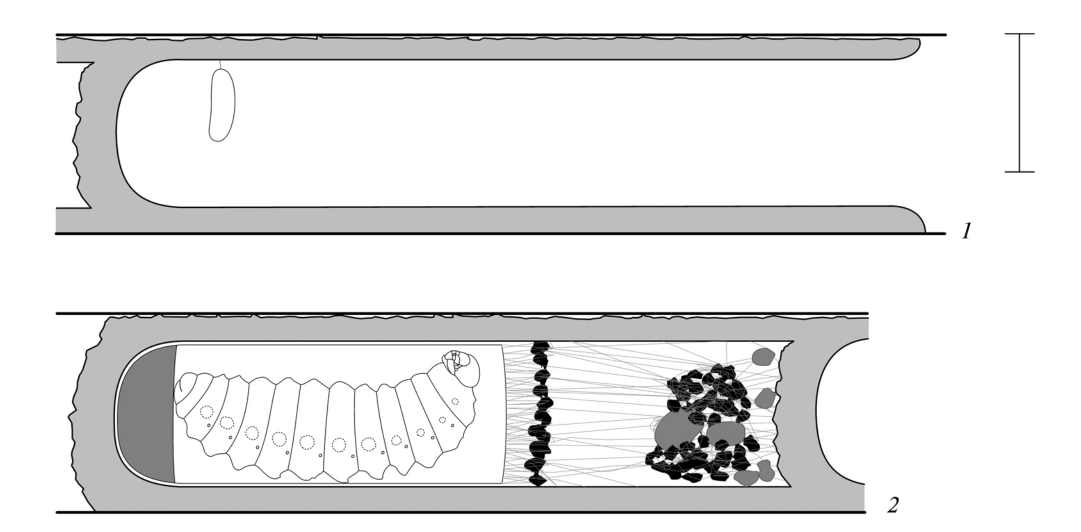


Рис. 3. Строение ячеек гнёзд *Gymnomerus laevipes*: *1* — положения яйца в пустой ячейке; *2* — положение предкуколки в запечатанной ячейке. Масштабная линейка 5 мм.

Fig. 3. Structure of *Gymnomerus laevipes* nest cells: *1* — position of egg in empty cell; *2* — position of prepupa in sealed cell. Scale bar 5 mm.

Каждая ячейка *G. laevipes* имеет дно и боковые стенки, но не имеет лепной пробки. Функцию пробок выполняют диски из уплотненного растительного материала (труха и ватоподобный материал). Ячейка во время провиантирования остается открытой (рис. 3, *1*). После окончания провиантирования самка может начать запечатывать ячейку диском и строить дно следующей ячейки как в месте окончания стенок предыдущей ячейки, так и ближе к её дну или, наоборот, дальше от него. Длина внутренней полости запечатанной ячейки зависит от того, сколько провизии будет запасено в эту ячейку. В результате ячейки могут соприкасаться друг с другом вплотную или даже заходить одна в другую так, что гнездо снаружи выглядит как один сплошной цилиндр из земляной замазки (рис. 2, *1* внизу), или же быть отделены друг от друга небольшими промежутками (рис. 2, *2*).

Длина внутренней полости запечатанных ячеек в гнёздах *G. laevipes* изменяется в широких пределах (табл. 1) — 8–22 мм, а объём — 140–565 мм^3. При этом средняя длина полости ячеек, в которых развиваются самки, на 19,4 % (а объём — на 20,9 %) больше, чем ячеек, в которых развиваются самцы (различия достоверны при $p \leq 0{,}01$). Длина ячеек имеет достоверную ($p \leq 0{,}01$) отрицательную связь с диаметром полости, в которой построено гнездо, — r = -0,48 (отдельно для ячеек с самками r = -0,56; для ячеек с самцами — r = -0,54). Это означает, что самка *G. laevipes* способна каким-то образом оценивать массу (или объём) жертв, помещенных в ячейку. Чем шире гнездовой канал и, следовательно, внутренняя полость ячейки, тем меньшая длина ячейки требуется для укладки провизии при условии одинакового её объема, и наоборот. Тем не менее в широких каналах объём ячеек все равно получается несколько большим, чем в узких (r = +0,82), хотя и не на столько, на сколько он мог бы быть большим при отсутствии корреляции длины ячейки с диаметром полости.

Количество ячеек в гнездах и соотношение полов

Полностью отстроенные гнёзда *G. laevipes* содержали от 2 до 14 ячеек с потомством (табл. 1). Распределение гнезд по количеству ячеек не является нормальным, так как коэффициент вариации этого параметра очень велик и превышает 50 %, хотя, возможно, это связано и с небольшим объёмом выборки.

Большинство гнёзд содержали потомство обоих полов, одно гнездо из 19 содержало только самок и еще одно — только самцов. Общее соотношение полов в гнёздах характеризуется почти двукратным преобладанием самок (1,9 ♀ на 1 ♂).

Самки *G. laevipes* в норме получают больше провизии, чем самцы. Средняя масса предкуколок самок (табл. 1) на 25,6 % выше массы предкуколок самцов (различия достоверны при $p \leq 0{,}01$). Ячейки с самками строятся первыми и располагаются в глубине гнезда; ячейки с самцами — во вторую очередь и располагаются ближе к выходу. Нарушения обычного порядка расположения полов, видимо, обусловленные сбоем в действиях самок при откладке яйца, были обнаружены в 5 ячейках из 72. В трёх из них самки не произвели оплодотворение яйца при его откладке, но заготовили большое количество провизии, в результате чего в этих ячейках, расположенных в ряду ячеек с самками, развились необычно крупные самцы. Ещё в двух ячейках необычно мелкие самки находились среди ячеек самцов. В этом случае самки, наоборот, по ошибке оплодотворили яйцо, откладывая его в ячейку, в которую затем было заготовлено количества провизии, соответствующее норме для самцов.

Средние параметры строения и состава гнёзд *G. laevipes* представлены на статистической модели гнезда этого вида ос (рис. 4). Средняя длина ячеек в гнезде постепенно уменьшается от первой к последней. Масса ячеек при этом остается примерно одинаковой. Это связано с тем, что оса часто начинает строить дно следующей ячейки внутри предыдущей, сокращая, таким образом, длину внутренней полости ячейки, но не изменяя массу её стенок. По этой же причине средняя длина последней ячейки, содержащей вместо потомства «завал» из растительного и животного материала, больше, чем длина последней ячейки в ряду ячеек самцов. Средняя масса предкуколок не претерпевает заметных изменений в последовательном ряду ячеек одного пола; достоверное уменьшение массы наблюдается лишь при переходе от ячеек с самками к ячейкам с самцами.

Преимагинальные фазы и состав провизии

Яйцо *G. laevipes*, размером около 2,6 х 0,8 мм, откладывается самкой в пустую ячейку до провиантирования, и подвешивается с помощью нити к её боковой стен-

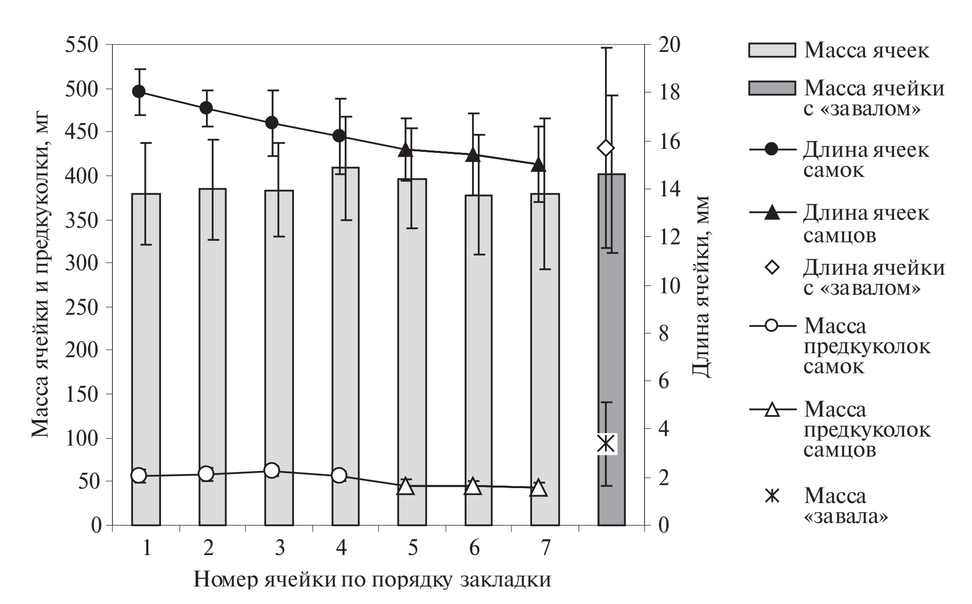


Рис. 4. Статистическая модель гнезда *Gymnomerus laevipes*.
Fig. 4. Statistical model of *Gymnomerus laevipes* nest.

ке ближе к основанию (рис. 3, *1*). В качестве провизии в гнёздах *G. laevipes* обнаружены личинки жуков-долгоносиков *Phytonomus variabilis* (Herbst, 1795) (Coleoptera, Curculionidae), а также личинки других видов долгоносиков этого рода, идентифицировать которые не удалось. Провизию укладывают в ячейках гнезда чрезвычайно плотно (рис. 2, *3*), большинство личинок жуков располагается поперек продольной оси ячейки. В 7 ячейках, где удалось подсчитать количество провизии, находилось от 18 до 33 личинок. При этом для самок было запасено как большее, так и меньшее количество жертв, чем для самцов, поскольку размеры жертв очень сильно варьировали.

Коконы *G. laevipes* относительно плотные, однослойные. Их плетение начинается личинкой с того, что она собирает и склеивает в комок останки жертв (главным образом, головные капсулы) и их экскременты. Этот комок подвешивается нитями к потолку ячейки, после чего плетется собственно кокон, который покрывается изнутри плотным непрозрачным веществом. После плетения кокона личинка выделяет меконий, имеющий форму полусферы (рис. 3, *2*). Преимагинальные фазы *G. laevipes* окрашены в яркий жёлто-оранжевый цвет, за исключением питающейся личинки, окраска которой зависит от окраски провизии.

Отрождение потомства

Зимняя диапауза у *G. laevipes* протекает в фазе предкуколки. Превращение в куколку и имаго происходит весной следующего года. Развитие куколок самок длится 17–18 сут, а самцов — 15–16. Самцы начинают выход из ячеек на 5–7 сут раньше самок, при этом последние самцы выходят на 1–3 сут раньше выхода первых самок. В отдельных гнёздах выход последних самцов и первых самок разделен промежутком в 7–8 сут. Для особей одного пола обнаружено, что осы, развивавшиеся в ячейках, которые расположены ближе к выходу из гнезда, отрождаются из коконов несколько раньше, чем развивавшиеся в ячейках, расположенных в глубине гнезда ($r_{♀} = +0{,}39$, достоверно при $p \leq 0{,}05$; $r_{♂} = +0{,}70$, достоверно при $p \leq 0{,}01$). Связи сроков выхода ос с массой предкуколок не выявлено ($r_{♀} = -0{,}04$; $r_{♂} = +0{,}06$).

Гнездовые паразиты

Данные о гибели потомства *G. laevipes* от паразитов приведены в таблице 2. Среди них *Hoplocryptus melanocephalus* (Gravenhorst, 1829) (Hymenoptera, Ichneumonidae) и *Trichodes apiarius* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Cleridae) — паразитоид и хищник, питающиеся предкуколками, а *Chrysis rutilans* Olivier, 1790 (Hymenoptera, Chrysididae) и *Amobia signata* (Meigen, 1824) (Diptera, Sarcophagidae) — инквилины, питающиеся запасами провизии. Примерно половина потомства *G. laevipes* погибает в результате жизнедеятельности этих видов. Две ячейки были выклеваны птицами, в 10 ячейках потомство погибло по неизвестным причинам. В ячейках *G. laevipes* обнаружены также многочисленные коконы *Bathyplectes* sp.

Таблица 2. Зараженность гнезд и ячеек *Gymnomerus laevipes* паразитами и гибель потомства
Table 2. Damage rate of *Gymnomerus laevipes* nests and cells by parasites, and posterity mortality

Вид паразита	Поражённые		Поражение, %	Места обнаружения
	гнёзда	ячейки		
Hoplocryptus melanocephalus (Gravenhorst, 1829)	1	1	0,7	г. Симферополь
Trichodes apiarius (Linnaeus, 1758)	1	3	2,2	г. Симферополь
Chrysis rutilans Olivier, 1790	2	2	1,5	окр. с. Перевальное
Amobia signata (Meigen, 1824)	1	5	3,7	окр. с. Перевальное
Гибель по другим причинам	7	12	9,0	г. Симферополь, окр. с. Перевальное
Всего поражённых	10	23	17,2	г. Симферополь, окр. с. Перевальное

(Hymenoptera, Ichneumonidae), личинки которого, очевидно, попали в гнездо вместе с провизией, и пупарии мух-горбаток (Diptera, Phoridae). Присутствие и тех, и других не вызывало гибель личинок *G. laevipes*. В одном гнезде в последней ячейке, занятой «завалом» из растительного материала, обнаружено гнездо осы-эвменины *Stenodynerus chevrieranus* (de Saussure, 1855).

Обсуждение

Способ гнездования

Гнёзда *G. laevipes* резко отличаются от гнёзд других представителей подсемейства Eumeninae. Самки этого вида самостоятельно выгрызают гнездовой канал или заселяют готовые полости в строго определенном узком диапазоне диаметров и используют два совершенно разных вида строительных материалов — пластичный минеральный материал для изготовления дна и стенок ячеек и непластичный растительный материал для изготовления пробок ячеек и конечной пробки гнезда. Наиболее близкие по способу гнездования виды принадлежат к филогенетически близкому роду *Odynerus*. К ним относятся неарктические *O. erythrogaster* Bohart, 1939 и *O. cinnabarinus* Bohart, 1939, также способные выгрызать каналы в стеблях растений с мягкой сердцевиной или заселять готовые полости, но совсем не использующие пластичных строительных материалов (Parker, 1984). Эти осы изготавливают между ячейками перегородки из утрамбованной земли. Такой способ гнездования характерен и для представителей наиболее генерализованной среди ос-эвменин трибы Raphiglossini (Ferton, 1911). С другой стороны, остальные представители ос-эвменин, за исключением *Pterocheilus* Klug, 1805 и некоторых близких родов, используют для строительства гнезд исключительно пластичные материалы.

По мнению ранних исследователей биологии *G. laevipes*, предки этого вида гнездились в почве, а к надземному гнездованию они перешли вторично (Höppner, 1902; Гутбир, 1916). Род *Gymnomerus* и другие роды, близкие к *Odynerus*, обладают довольно примитивным набором морфологических признаков (Курзенко, 1980), по которым их можно поставить в основание филогенетического дерева трибы Eumenini. Род *Gymnomerus*, в свою очередь, вероятнее всего, произошел в ходе базального ветвления этой группы (Vernier, 1997). Исходным способом гнездования для представителей подсемейства Eumeninae считается устройство гнёзд в готовых полостях с использованием непластичного строительного материала (Курзенко, 1980). С другой стороны, синапоморфией всех складчатокрылых ос считается выгрызание гнездового хода и ячеек в земле (Mauss, 2007). В силу всего вышесказанного и учитывая, что эволюция гнездования ос-эвменин, очевидно, протекала с большим количеством гомоплазий и реверсий, установить с высокой долей вероятности, гнездились ли предки *G. laevipes* в почве, крайне сложно.

Размерные параметры ячеек

Ячейки *G. laevipes* отнесены к типу полнокомпонентных ячеек (Иванов, Фатерыга, 2007). Классические ячейки данного типа имеют выстраиваемые из пластичных материалов дно, стенки и пробку. Полнокомпонентные ячейки ос и пчел обычно являются гомоморфными, то есть имеют определенную форму и константное соотношение длины и ширины. Это позволяет самкам определять достаточность заготовленной в ячейке провизии по степени ее заполненности (Иванов, Фатерыга, 2007). Ячейки *G. laevipes* отличаются от полнокомпонентных ячеек других видов тем, что не имеют ссужающейся горловины, и в силу этого они не могут служить мерой количества заготовляемой в них провизии. Достаточно сильная отрицательная связь длины запечатанных ячеек с диаметром заселенной полости позволяет отнести ячейки *G. laevipes* к особому типу — полнокомпонентные гетероморфные.

Внешне сходные полнокомпонентные ячейки в полостях стеблей растений иногда, как исключение, устраивает другой вид ос — *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis, 1826) (Малышев, 1911). Однако сходство с ячейками *G. laevipes* у этого вида лишь поверхностное и носит конвергентный характер. Ячейки *A. nigricornis* легко отличить от ячеек *G. laevipes* по наличию лепных пробок из земляной замазки и по особенностям устройства боковых стенок, которые не отделяются от внутренних стенок полости.

Откладка яйца

Широко известно, что подвешивание яйца на нити к стенке пустой ячейки до начала заготовки в нее провизии характерно для подавляющего большинства представителей подсемейства Eumeninae (Iwata, 1976; Cowan, 1991). Такой способ откладки обнаружен и у *G. laevipes* в Крыму. Однако в литературе имеются данные о гнездах этого вида, в которых яйцо не было прикреплено и свободно находилось на дне ячейки (Bristowe, 1948). Возможно, конечно, что эти яйца были случайно оторваны при вскрытии гнезда указанным исследователем, однако не исключено, что способ откладки яйца *G. laevipes* может быть различным в различных популяциях. Интересно, что неприкрепленные яйца, отложенные на дно ячеек, были обнаружены у представителя близкого к *Gymnomerus* рода *Tropydonynerus — Tropidodynerus interruptus* (Brullé, 1832) (Фатерыга, 2009). Гнезда *T. interruptus* и *G. laevipes* имеют некоторое сходство в строении ячеек — у обоих видов они цилиндрические и расположены, как правило, вертикально. Возможно, при таком строении ячеек, яйцо, подвешенное к стенке, затрудняет движение самки и манипуляции с провизией при столь плотной ее укладке, свойственной данным видам. При этом у *T. interruptus* появление неприкрепленных яиц в ходе эволюции могло быть ускорено слабой обработкой стенок гнездового канала, а у *G. laevipes* — замедлено тем, что в отличие от *T. interruptus*, его гнезда могут располагаться не только в строго вертикальном положении.

Отрождение потомства

В ходе исследований выявлено, что выход имаго *G. laevipes* из линейных гнезд происходит в определенной последовательности. Сроки выхода самок и самцов не перекрываются между собой, а особи одного пола выходят по порядку их расположения от выхода из гнезда. То есть отрождение и выход ос из ячеек линейного гнезда происходит в порядке, обратном порядку закладки этих ячеек самкой в предыдущем году. Такой способ обеспечения беспрепятственного выхода потомства из линейных гнезд ранее был описан для так же зимующих в фазе предкуколки некоторых видов пчёл-мегахилид (Hymenoptera, Megachilidae) и назван реверсным отрождением (Иванов, 2009). Конкретные условия, обеспечивающие такой порядок отрождения особей из гнезд, пока не установлены. Влияние каких-либо факторов, связанных непосредственно с расположением ячеек ближе к выходу (освещённость, концентрация кислорода, взаимодействие особей), исключено, так как все находящиеся под наблюдением предкуколки *G. laevipes* были извлечены из гнёзд и перенесены в отдельные стеклянные трубки задолго до начала их выхода из диапаузы.

Таким образом, в настоящей работе выявлены ранее неизученные особенности биологии *G. laevipes* такие, как размерные параметры ячеек, закономерности строения гнезд и отрождения потомства, а также установлены особенности трофических связей и состава гнездовых паразитов этого вида в Крыму.

Автор признателен Д. Р. Каспаряну (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за определение наездников, Ю. Г. Вервесу (Институт защиты растений НААНУ, Киев) за определение двукрылых, А. В. Дроздовской (Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко) за определение ос-блестянок, М. А. Филатову (Харьковский национальный аграрный университет им. В. В. Докучаева) за определение вида пчел-цератин, а также С. П. Иванову (Таврический националь-

ный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь) за ряд ценных замечаний, высказанных при подготовке рукописи статьи.

Амолин А. В. Эколого-фаунистический обзор ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Юго-Восточной Украины. — Донецк : ДонНУ, 2009. — 123 с.
Гутбир А. О классификации и развитии гнезд ос и пчел // Тр. Русского энтомол. об-ва. — 1916. — **41**, № 7. — С. 1—57.
Иванов С. П. Механизмы, обеспечивающие беспрепятственный выход молодых пчел-мегахилид (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae) из линейных гнезд // Вісник Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. Б. — 2009. — **9**, № 856. — С. 108—116.
Иванов С. П., Фатерыга А. В. Параллелизмы в развитии гнездостроительных инстинктов одиночных пчел и ос (Hymenoptera: Megachilidae, Megachilinae; Vespidae, Eumeninae) // Исследования по перепончатокрылым насекомым. — М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2007. — С. 205—218.
Йонайтис В. Подсемейство Gelinae (Cryptinae) // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3: Перепончатокрылые. — М. ; Л. : Наука, 1981. — Ч. 3. — С. 175—274.
Каспарян Д. Р. Подсемейство Pimplinae (Ephialtinae) // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3: Перепончатокрылые. — М. ; Л. : Наука, 1981. — Ч. 3. — С. 41—97.
Курзенко Н. В. Обзор одиночных складчатокрылых ос семейства Eumenidae (Hymenoptera, Vespoidea) фауны СССР. Роды Paravespa Rad., Paragymnomerus Blüthg., Tropidodynerus Blüthg., Gymnomerus Blüthg. и Odynerus Latr. // Энтомол. обозрение. — 1977. — **56**, № 3. — С. 676—690.
Курзенко Н. В. К вопросу об основных направлениях эволюции и филогении семейства Eumenidae (Hymenoptera. Vespoidea) // Параллелизм и направленность эволюции насекомых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 88—114.
Малышев С. И. К биологии одинеров и их паразитов // Тр. Русского энтомол. об-ва. — 1911. — **40**, № 2. — С. 1—58.
Никольская М. Н. Надсемейство Chrysidoidea // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т. 3: Перепончатокрылые. — М. ; Л. : Наука, 1978. — Ч. 1. — С. 58—71.
Фатерыга А. В. Наблюдения над гнездованием одиночной осы Tropidodynerus interruptus (Brullé, 1832) (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) в Крыму // Евразиатский энтомол. журн. — 2009. — **8**, № 4. — С. 381—385 + 380 + VI.
Bischoff H. Biologie der Hymenopteren. — Berlin : Verlag von Julius Springer, 1927. — 583 S.
Blüthgen P. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera) // Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Chemie, Geologie und Biologie. — 1961. — N 2. — S. 1—252.
Bristowe W. S. Notes on the habits and prey of twenty species of British hunting wasps // Proc. of the Linnean Soc. of London. — 1948. — **160**. — P. 12—37.
Cowan D. P. The solitary and presocial Vespidae // The Social Biology of Wasps. — Ithaca ; London : Cornell University Press, 1991. — P. 33—73.
Danks H. V. Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera // Trans. of the Royal Entomol. Soc. of London. — 1971. — **122**. — P. 323—399.
Ferton C. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 7 Série // Ann. de la Soc. Entomol. de France. — 1911. — **80**. — P. 351—412.
Giraud J. Note biologique sur la Melittobia audouni // Ann. de la Soc. Entomol. de France. — 1869. — **9**. — P. 151—156.
Gusenleitner F., Gusenleitner J. Das Vorkommen der Familie Sapygidae in Österreich (Insecta: Hymenoptera: Sapygidae) // Ann. des Naturhistor. Mus. in Wien. — 1994. — **96**. — S. 173—188.
Gusenleitner J. Bestimmungstabellen mittel- und südeuropäischer Eumeniden (Vespoidea, Hymenoptera) Teil 8: Die Gattungen Odynerus Latreille 1802, Gymnomerus Blüthgen 1938, Paragymnomerus Blüthgen 1938 und Tropidodynerus Blüthgen 1939 // Linzer Biol. Beiträge. — 1998. — **30**, Hf. 1. — S. 163—181.
Höppner H. Weitere Beitrage zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren // Allgem. Zeit. für Entomol. — 1902. — **7**. — S. 180—184.
Iwata K. Evolution of Instinct. Comparative Ethology of Hymenoptera. — New Dehly : Amerind Publishing Company, 1976. — 536 p.
Mauss V. Evolution verschiedener Lebensformtypen innerhalb basaler Teilgruppen der Faltenwespen (Hymenoptera, Vespidae) // Denisia 20, zugleich Kataloge der Oberösterreichischen Landesmuseen. Neue Serie. — 2007. — **66**. — S. 701—722.
Parker F. D. Nests and nest associates of two "red" Odynerus wasps (Hymenoptera: Eumenidae) // J. Kansas Entomol. Soc. — 1984. — **57**, N 3. — P. 521—525.
Spradbery J. P. Wasps: An Account of the Biology and Natural History of Solitary and Social Wasps. — Washington : University of Washington Press, 1973. — 408 p.
Vernier R. Essai d'analyse cladistique des genres d'Eumeninae (Vespidae, Hymenoptera) representes en Europe septentrionale, occidentale, et centrale // Bull. de la Soc. Neuchateloise des Sci. Natur. — 1997. — **120**, N 1. — P. 87—98.
Yildirim E. A new cleptoparasitoid of Gymnomerus laevipes (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) and a description of its nest // Mitt. aus dem Mus. für Naturkunde in Berlin. Deutsche Entomol. Zeit. — 2003. — **50**, H. 1. — S. 111—112.